

**Sur la structure des pléopodes  
et des oostégites chez les Cymothoidae  
(Isopoda, Flabellifera)  
et ses rapports avec les caractéristiques écologiques des espèces**

par Jean-Paul TRILLES \*

**Résumé.** — Chez les Cymothoidae (Isopoda, Flabellifera), il existe des « convergences » entre les particularités écologiques des espèces et certaines de leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques.

Dans ce travail, le cas des pléopodes et des oostégites est envisagé ; leur structure est différente suivant que les parasites examinés sont buccaux ou de surface.

**Abstract.** — In the family Cymothoidae (Isopoda, Flabellifera), some “convergences” are present between the ecological peculiarities of species and some of their morphological and physiological characteristics.

In this work, the case of the pleopods and brood pouchs is studied ; their structure is distinct according as buccal or superficial parasites are examined.

---

Chez les Cymothoidae, trois catégories écologiques principales peuvent être définies, en fonction de la position que ces crustacés parasites occupent sur les poissons hôtes (TRILLES, 1968). On distingue ainsi des Cymothoadiens buccaux, branchiaux et de surface.

En rapport avec les particularités biologiques qui leurs sont propres, les espèces appartenant respectivement à ces trois groupes écologiques vont présenter entre elles un certain nombre de caractères distinctifs (pigmentation, ornementation, forme générale du corps, etc.) (TRILLES, 1968). Dans une publication précédente (LAGARRIGUE et TRILLES, 1969), nous avons examiné en détail un de ces caractères ; ainsi, une étude comparée de l'importance et de la calcification de la cuticule a montré qu'elles sont moindres chez les espèces buccales.

Des observations analogues peuvent être effectuées si on étudie la structure des pléopodes et celle des oostégites dans les différents groupes écologiques de Cymothoidae. Nous exposons ici les résultats obtenus à partir de l'examen de l'ensemble des espèces françaises.

\* *Groupe d'Écophysiologie, Laboratoire de Physiologie des Invertébrés, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 34000 Montpellier.*

## I. ÉTUDE DES PLÉOPODES DES CYMOTHOIDAE

### HISTORIQUE

Les pléopodes des Cymothoidae n'ont fait l'objet que de très rares études. A notre connaissance, on peut seulement relever les mentions suivantes :

— En 1841, DUVERNOY et LEREBoullet, dans un « Essai d'une monographie des organes de la respiration de l'ordre des Crustacés Isopodes », indiquent quelques détails succincts sur les pléopodes de plusieurs espèces<sup>1</sup>. Cependant, dès cette époque, les auteurs signalent l'existence de lames vésiculeuses plissées chez les Anilocres et les Nérociles.

— En 1897, KIMUS précise de nombreux détails histologiques sur ces appendices chez « *Anilocra mediterranea* » et « *Cymothoa oestrum* ? ».

D'autre part, à l'époque où ces deux études furent réalisées, les caractéristiques écologiques et biologiques des Cymothoidae étaient encore souvent ignorées. Leur hermaphroditisme protandre était même inconnu ou découvert depuis peu (BULLAR, 1876 ; MAYER, 1879).

A la lumière des connaissances écologiques et biologiques actuellement acquises chez ces animaux, nous avons donc repris cette étude ; les résultats obtenus mettent nettement en évidence un cas typique de « convergence » entre les caractéristiques écologiques de divers Cymothoidae et la structure de leurs pléopodes.

### STRUCTURE DES PLÉOPODES ET SES VARIATIONS (fig. 1-9)

Chez les Cymothoidae, les pléopodes sont du type recouvrant que l'on retrouve chez la majorité des formes aquatiques d'Isopodes (VANDEL, 1943). Chaque appendice comprend un article basal (basipodite) et deux lames (antérieure et postérieure). Chez l'animal au repos, la lame antérieure (exopodite) recouvre la lame postérieure (endopodite).

Mais chez les individus en phase sexuelle femelle et mâle, on observe une évolution nette de la structure de certains de ces appendices, quand on passe des espèces buccales aux parasites de surface.

Chez les *Cymothoadiens buccaux*, les cinq paires de pléopodes sont sensiblement identiques. Ces appendices sont conformes au type général et présentent, s'insérant sur un basipodite bien développé, deux lames foliacées (exopodite et endopodite).

Dans tous les cas, l'endopodite est de taille plus réduite et les dimensions respectives des divers pléopodes diminuent du pléonite 1 au pléonite 5.

Sur le bord supéro-interne des endopodites, une courte excroissance foliacée fait saillie dans le plan de la lame correspondante, mais sans qu'il existe entre les deux éléments de séparation nette.

Chez les espèces *branchiales*, on retrouve une structure globale des pléopodes assez proche de celle des parasites buccaux.

1. « *Nerocila bivittata* Edwards, *Nerocila affinis* Edwards, *Anilocra mediterranea* Leach, *Cymothoa oestrum* Fabricius et *Cymothoa parallela* Otto ».

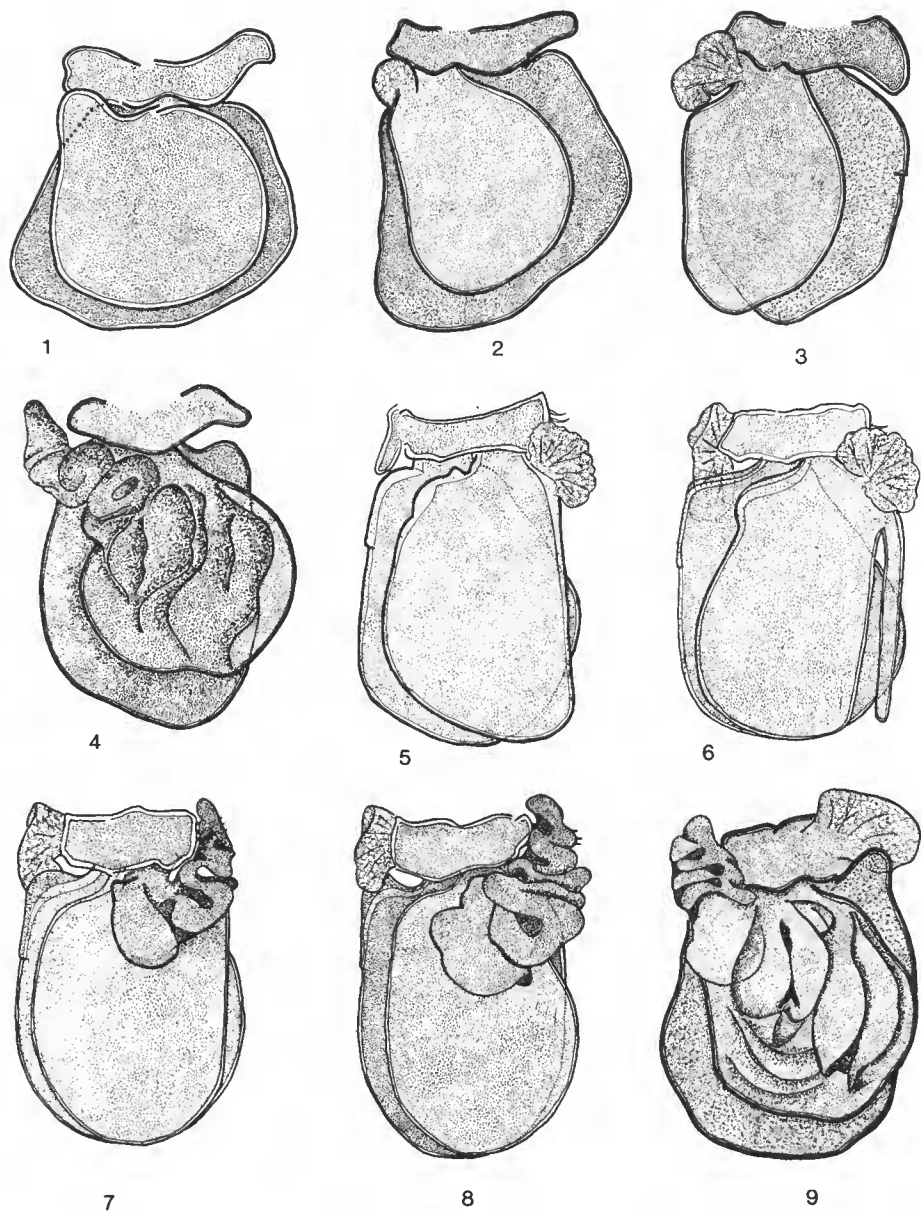


FIG. 1-9. — Structure des pléopodes chez les Cymothoidae.

1-4, pléopode 5 gauche chez les individus en phase sexuelle femelle des espèces : *Emetha audouini* (1) et *Meinertia parallela* (2) (parasites buceaux), *Mothocya epimerica* (3) (parasite branchial), *Anilocra phytosodes* (4) (parasite de surface) ; 5-9, pléopodes 1 à 5 droits chez *Nerocila orbigny* (parasite de surface).

On observe également l'existence d'une petite excroissance foliacée sur le bord supéro-interne des endopodites, mais elle est nettement plus individualisée et peut présenter des plicatures ; son développement est également plus important et sa taille augmente d'ailleurs des pléopodes 3 à 5.

Chez les *Cymothoadiens de surface*, alors que les pléopodes 1 et 2 sont conformes au type général que l'on rencontre chez les espèces précédentes, de profondes modifications interviennent aux niveaux 3, 4 et 5.

Les endopodites correspondants montrent plusieurs plicatures profondes, d'ailleurs plus nombreuses et plus importantes des pléopodes 3 à 5.

L'excroissance foliacée des lames endopodiales prend aussi un grand développement ; sa structure est sacciforme, avec de nombreuses et profondes plicatures, dont le nombre et l'importance augmentent des pléopodes 3 à 5.

Des coupes histologiques transversales montrent que ces processus sacciformes offrent des aspects variés et que la structure plissée des lames endopodiales correspond à des replis plus ou moins accusés affectant simultanément les deux faces de l'endopodite. Il est évident que les surfaces de contact avec le milieu ambiant sont ainsi nettement accrues.

Au contraire, chez les *pulli* et quelle que soit la catégorie écologique concernée, les pléopodes sont toujours étroitement conformes au type général, avec simplement une ornementation de soies ou d'épines.

## CONCLUSIONS

Chez les *Cymothoadiens* adultes, l'étude des organes de la respiration permet donc de différencier deux cas distincts :

- Celui des parasites qui possèdent des pléopodes en lames simples, typiques. Ils correspondent aux espèces buccales et branchiales.
- Celui des *Cymothoidae* dont les pléopodes 3, 4 et 5 présentent une structure très particulière. C'est le cas des parasites de surface.

Peut-on expliquer cette évolution ?

KIMUS (1897), chez « *Anilocra mediterranea* » a remarqué que la taille des pléopodes diminue de la première à la cinquième paire. Il en conclut alors à l'existence d'une relation entre cette diminution de taille et la présence de plicatures sur les lames endopodiales postérieures. Mais il s'avère que cette conception, peut-être acceptable à l'examen d'une seule espèce bien définie, ne l'est absolument plus si on compare divers représentants de la famille.

D'ailleurs, en 1925, REMY fait observer que si l'on compare les organes de la respiration dans les différentes familles d'Isopodes, on note une très grande variabilité à la fois structurale et fonctionnelle, et que « les causes de la plupart de ces variations échappent ».

Chez les *Cymothoidae*, il semble que l'explication de ces variations doit être recherchée dans les caractéristiques écologiques des espèces ; elles paraissent correspondre en effet à des « convergences » en rapport avec des modes de vie particuliers. Ainsi :

- chez les parasites buccaux, la perte rapide des possibilités de nage et de migrations

actives doit permettre une évolution uniforme de tous les pléopodes en organes principalement respiratoires ;

- chez les parasites de surface au contraire, les possibilités de nage se maintiennent longtemps (et même durant toute l'existence chez certaines espèces). Chez ces animaux, les pléopodes sont alors répartis en deux groupes : ceux des deux premières paires concourent, mais pour une faible part, aux phénomènes d'hématose, alors qu'ils conservent intacte leur fonction natatoire ; au contraire, les pléopodes 3, 4 et 5 sont principalement des organes de la respiration.

Il s'agit là d'une des raisons essentielles qui permettent semble-t-il de rendre compte de l'existence de variations structurales au niveau des pléopodes des Cymothoidae. Mais il en existe certainement d'autres ; par exemple, les différences que nous avons mises en évidence dans le revêtement cuticulaire (LAGARRIGUE et TRILLES, 1969) doivent également pouvoir être invoquées.

## II. ÉTUDE DES OOSTÉGITES DES CYMOTHOIDAE

### HISTORIQUE

Une fois pondus, les œufs sont maintenus dans un marsupium souvent très proéminent du côté sternal. Il est constitué par cinq paires d'oostégites<sup>1</sup> (ou lamelles incubatrices).

Chez les Isopodes, le développement de ces appendices a été successivement étudié par divers auteurs ; nous pouvons par exemple relever les travaux de LEICHMANN (1891), VAN EMDEN (1922), PATANE (1936) et BALESSENT-MARQUET (1964). Chez les Cymothoidae au contraire, les recherches précises sur ce sujet sont plus rares et les résultats d'ailleurs contradictoires : les lamelles incubatrices sont-elles portées par les cinq premiers péréionites libres (MONTALENTI, 1941) ou par les quatre premiers et le sixième (LEGRAND, 1952 ; ROMAN, 1970) ?

Chez ces animaux, l'étude des « convergences » éventuelles existant entre la structure du marsupium et l'écologie des diverses espèces nous a donc conduit à considérer également les modalités du développement des oostégites dans ses rapports avec la métamérisation.

### DÉVELOPPEMENT GÉNÉRAL DES OOSTÉGITES (fig. 10-12)

Alors que les ébauches des oostégites ne sont pas encore visibles, la face sternale des animaux présente des renforcements cuticulaires disposés métamériquement. Ces « pièces sternales », qui correspondent certainement à des prosternites (VANDEL, 1944), permettent de suivre le développement des lamelles incubatrices en fonction de la métamérisation, car on peut ainsi délimiter avec précision l'espace sternal des divers péréionites.

1. Les oostégites représentent vraisemblablement les épipodites des péréiopodes qui auraient subi une rotation de 180° (VANDEL, 1925).

Bien avant la mue parturienne qui libérera les oostégites, les ébauches de ces dernières sont visibles à travers la cuticule sternale sous forme de replis de l'épiderme des sternites correspondants ; celles de la cinquième paire apparaissent les premières et les suivantes se différencient successivement d'arrière en avant. Au cours de leur évolution ultérieure, ces ébauches restent toujours visibles et prennent un aspect foliacé avec de nombreuses plicatures.

Dans ces conditions (possibilité de délimiter les divers sternites et de suivre le développement des oostégites), il est aisé de se rendre compte que :

- les ébauches des lamelles incubatrices apparaissent au niveau des cinq premiers segments péréiaux libres ;
- c'est de l'association pièces sternales - oostégites <sup>1</sup> et de leur développement coordonné que résulte, au cours du développement ultérieur, la constitution des diverses lamelles de la cavité incubatrice. Ce sont, en particulier, les pièces sternales qui constituent l'armature des oostégites définitifs et qui permettent, par leur « articulation » au niveau des pièces épimériennes et des tergites, des mouvements légers des lames marsupiales.

Mais le développement des oostégites, dont nous venons de préciser les caractéristiques générales, offre des variantes sensibles suivant les lamelles marsupiales que l'on considère.

Les oostégites 1 à 4 résultent de l'évolution coordonnée des ébauches des lamelles proprement dites et des pièces sternales correspondantes. A chacune des lamelles incubatrices ne correspond ainsi qu'une seule formation de soutien, celle qui dépend du sternite qui lui a donné naissance.

Pour les oostégites de la cinquième paire, l'évolution est sensiblement différente. Au cours de leur développement, les ébauches correspondantes se développent beaucoup vers la partie distale du péréion. Elles viennent alors se relier aux pièces sternales dépendant du sternite 5, et une armature antérieure est ainsi constituée ; mais elles s'associent également aux pièces sternales 6, ce qui réalise une ossature médiane.

#### STRUCTURE DES OOSTÉGITES ET DES CAVITÉS INCUBATRICES ; SES VARIATIONS (fig. 13-17)

Chez les Cymothoidae, suivant la catégorie écologique à laquelle on s'adresse, les oostégites et les cavités incubatrices présentent des différences sensibles.

*Chez les parasites buccaux*, la caractéristique la plus importante est la fragilité du marsupium ; les lames en sont minces et se disjoignent très facilement. Il semble que cela tient principalement à la faiblesse de l'armature dérivant des pièces sternales, ces dernières conservant une structure en bande étroite et un développement relativement faible.

A la partie distale du marsupium, les oostégites de la cinquième paire se recourbent pour constituer une sorte de bouclier postérieur auquel s'ajoute, dépendant de la face sternale du septième péréionite, un soulèvement très faible, mou et très peu différencié.

1. Il s'agit évidemment des ébauches des futures pièces sternales et des oostégites situés dans le même plan.

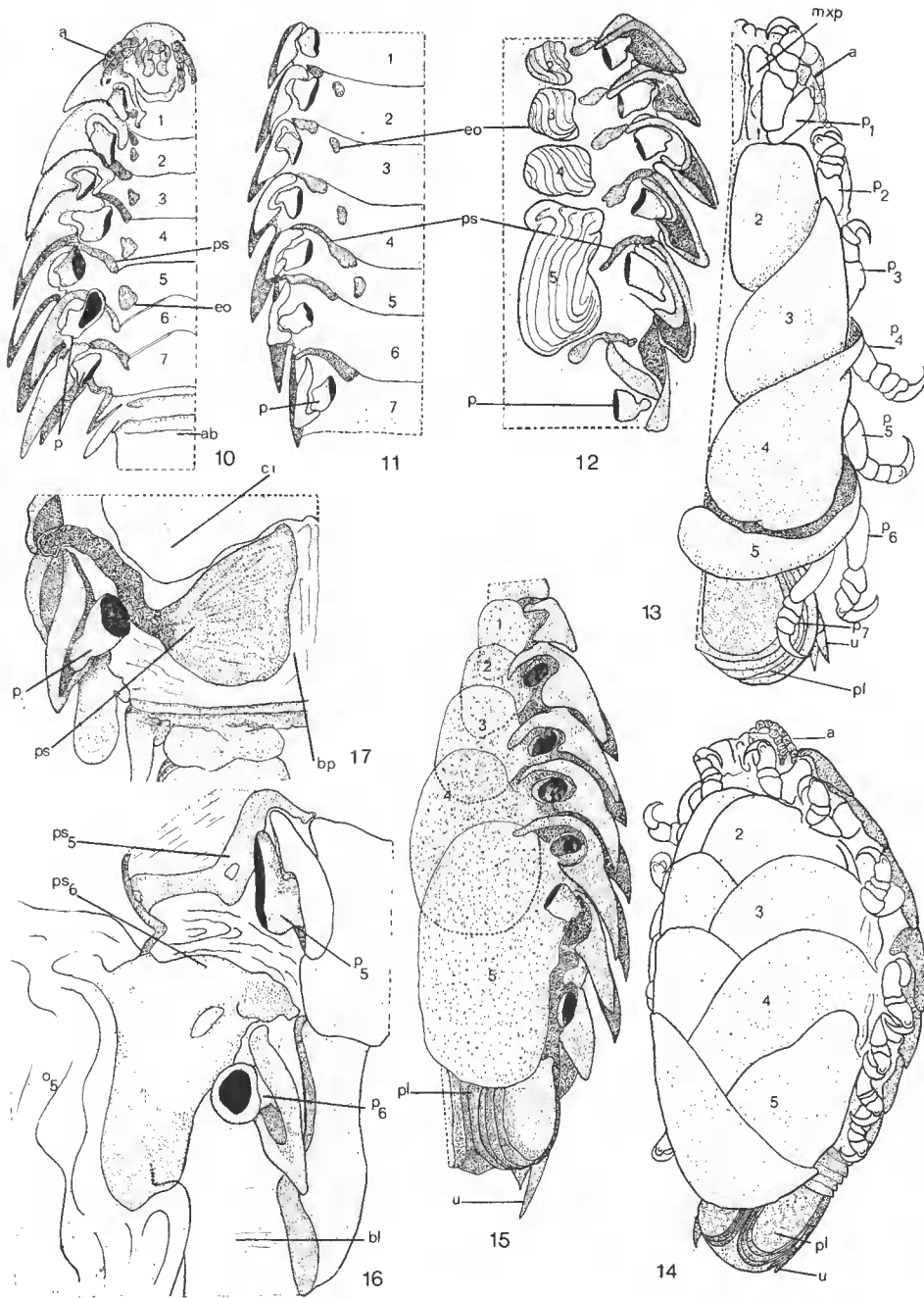


FIG. 10-17. — Structure des oostégites et des cavités incubatrices chez les Cymothoidae.

10, *Nerocila orbignyi* (parasite de surface) : ébauches des oostégites, vue sternale ; 11, *Anilocra physodes* (parasite de surface) : ébauches des oostégites, vue sternale ; 12, *Anilocra physodes* (parasite de surface) : ébauche des oostégites avant leur association aux pièces sternales ; 13, *Emetha audouini* (parasite buccal) : vue sternale de la moitié gauche du marsupium ; 14, *Mothocya epimerica* (parasite branchial) : vue sternale de l'ensemble du marsupium ; 15, *Nerocila orbignyi* (parasite de surface) : vue sternale de la moitié gauche du marsupium ; 16, *Anilocra physodes* (parasite de surface) : détail des pièces sternales au niveau des oostégites 5 ; 17, *Anilocra physodes* (parasite de surface) : détail de la bordure postérieure du marsupium, au niveau du péréionite 7 (moitié droite).

a, antennes et antennes ; ab, abdomen ; bl, bandelette latérale ; bp, bouclier postérieur ; ci, cavité incubatrice ; eo, ébauche des oostégites ; mxp, maxillipèdes ; p<sub>1</sub> à p<sub>7</sub>, péréiopodes 1 à 7 ; pl, pléopodes ; ps, pièces sternales ; u, uropodes.

Chez les *Cymothodiens branchiaux*, les chambres incubatrices peuvent prendre, au cours de la gestation, un développement énorme du côté ventral. Mais les lames en sont nettement plus jointives que dans le cas précédent et se recouvrent intimement d'avant en arrière ; ceci est surtout attribuable à un développement plus important des oostégites en largeur, mais également à une solidité légèrement accrue des armatures sternales.

Chez les *Cymothodiens de surface* au contraire, l'évolution des oostégites est plus nette, ceci afin d'assurer au marsupium une solidité convenable.

Les lames marsupiales sont plus rigides. Les pièces sternales se développent nettement, en particulier celles de la sixième paire qui prennent une forme triangulaire très caractéristique.

Aux cinq paires d'oostégites, qui constituent le toit du marsupium, vient s'ajouter une membrane chitinisée périphérique qui se développe le long des deux bords latéraux du périeon. Elle relie les diverses lames d'un même côté, au niveau de leurs bases d'articulation, et ferme la cavité incubatrice vers l'arrière. Cette fermeture postérieure est d'ailleurs maintenue par deux armatures rigides qui prennent leur origine à partir des pièces sternales du sternite 7. Par conséquent, bien que les oostégites 5 soient en forme de lame sensiblement horizontale, le marsupium est hermétiquement clos.

#### CONCLUSIONS

Chez les Cymothoidae, il paraît donc exister un certain « rapport » entre les caractéristiques écologiques des espèces et la structure des chambres marsupiales.

En effet, c'est aux parasites de surface, soumis aux perturbations mécaniques les plus intenses, que correspondent les cavités incubatrices les plus solidement structurées. Les *Cymothodiens buccaux*, qui doivent craindre le moins l'intervention d'accidents mécaniques, possèdent au contraire des oostégites et des chambres incubatrices beaucoup plus fragiles. Les parasites branchiaux occupent une position sensiblement intermédiaire.

De telles « convergences » ne sont pas pour surprendre car le marsupium assure l'aération des œufs durant leur développement, mais également une fonction de protection.

\*  
\* \*

Chez les Cymothoidae, l'étude des pléopodes et des cavités incubatrices permet de mettre en évidence certaines « convergences » en rapport avec les caractéristiques écologiques des espèces.

C'est chez les parasites buccaux que l'on observe les cavités incubatrices les plus fragiles ; d'autre part, ces animaux perdant rapidement leur possibilité de nage, leurs pléopodes évoluent globalement en organes principalement respiratoires.

Les *Cymothodiens de surface* possèdent des chambres marsupiales plus solidement structurées ; souvent sujets à des migrations durant la phase sexuelle mâle, et conservant longtemps leurs possibilités de nage, leurs pléopodes se différencient en deux groupes : ceux des deux premières paires conservent intactes leur fonction natatoire mais interviennent peu dans la respiration ; les pléopodes 3, 4 et 5 sont au contraire surtout des organes respiratoires.



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALESDENT-MARQUET, M. L., 1964. — Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé, Isopode). Thèse, Nancy, 231 p.
- BULLAR, J. F., 1876. — The generative organs of the parasitic Isopoda. *Anat. Physiol., Lond.*, **11** : 118-128.
- DUVERNOY et LEREBoullet, 1841. — Essai d'une monographie des organes de la respiration de l'ordre des Crustacés Isopodes. *Ann. Sci. nat.*, (2), **15**, Zool. : 177-240, 6 pl.
- KIMUS, J., 1897. — Recherches sur les branchies des Crustacés. *Cellule*, **15** : 295-404, pl. I-VIII.
- LAGARRIGUE, J. G., et J. P. TRILLES, 1969. — Nouvelles recherches écologiques sur les Isopodes Cymothoidae méditerranéens : I. — L'importance ; la calcification et les constituants organiques de la cuticule ; ses variations suivant les espèces. *Vie Milieu*, sér. A, **20** (1) : 117-136.
- LEGRAND, J.-J., 1952. — Contribution à l'étude expérimentale et statistique de la biologie d'*Anilocra physodes* L. *Arch. Zool. exp. gén.*, **89** : 1-56.
- LEICHMANN, G., 1891. — Beiträge zur naturgeschichte der Isopoden. *Bibliothca. zool. III, Cassel*, **10**, 44 p.
- 1891. — Ueber die Brutpflege bei den Isopoden. Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doctorwürde des philosophischen. Facultät des Albertus Universität zu Königsberg.
- MAYER, P., 1879. — Carcinologische Mitteilungen. VI. Ueber den Hermaphroditismus bei einigen Isopoden. *Mitt. zool. Stn. Neapel*, **1** : 165-179, pl. V.
- MONTALENTI, G., 1941. — Studi sull'ermafroditismo dei Cimotoidi. I. *Emetha audouinii* (Milne Edwards) et *Anilocra physodes* (L.). *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **18** : 338-394.
- PATANE, L., 1936. — Prime ricerche sulla struttura degli oostegiti di *Porcellio laevis* (Latreille). *Boll. Zool.*, **7** : 161-165.
- REMY, P., 1925. — Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés. Thèse Doct., Nancy : 1-219, pl. VIII.
- ROMAN, M.-L., 1970. — Contribution à l'étude de la biologie des Cymothoidae (Crustacés Isopodes) de la baie de la Ciotat. *Téthys*, **2** (2) : 501-544.
- TRILLES, J.-P., 1968. — Recherches sur les Isopodes Cymothoidae des côtes Françaises. Volume I : Bionomie et parasitisme : 1-307 ; Volume II : Biologie générale et sexualité : 308-793. Thèse de Doctorat d'État, Montpellier, n° enregistrement CNRS AO 2305.
- VANDEL, A., 1925. — Recherches sur la sexualité chez les Isopodes. Les conditions naturelles de la reproduction chez les Isopodes terrestres. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **59** : 317-371.
- 1943. — Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, suppl. **30**, 136 p.
- VAN EMDEN, F., 1922. — Zur Kenntnis der Brutpflege von *Asellus aquaticus* nebst Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden. *Arch. Naturgesch.*, **88** : 91-133.